Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Die blaue Farbe der Vogelfedern.

Von

Valentin Häcker und **Georg Meyer,**
Technische Hochschule Stuttgart — Universität Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel 14 und 1 Curve im Text.

Verschiedene Arten von Papageien aus den Gattungen *Sittace* und *Platycercus* tragen an ihrem Gefieder die ganze Farbenskala: Roth-Gelb-Grün-Blau in der Aufeinanderfolge des Spectrums zur Schau. Ein bekanntes Beispiel bildet eine der häufigen Ara-Arten, *Sittace macao* L.: hier reihen sich das Roth der Vorderkörpers und die gelben, grünen und blauen Farbenfelder des zusammengelegten Flügels vollkommen im Sinne des Spectrums an einander, ja, einzelne Flügeldeckfedern weisen schon für sich, auf engem Raum zusammengedrängt, die ganze viertheilige Farbenskala auf.

Es ist nun eine schon länger bekannte Thatsache, dass die hier auftretenden und allmählich in einander übergehenden Farben nicht, wie man zuerst denken sollte, durch stufenweise Abänderung eines einzigen farbenbildenden Factors zu Stande kommen, sondern dass hier zwei ganz verschiedene Entstehungsweisen vorliegen. Das Roth und Gelb des Vogelgefieders sind Pigmentfarben, während das Blau und theilweise auch das Grün sogenannte physikalische oder Structurfarben sind, bei denen also die Farbe nicht durch ein entsprechend gefärbtes Pigment, sondern durch die histologische Structur der Feder zu Stande kommt. Es ist weiterhin bekannt, dass blaue Farbstoffe im Vogelgefieder bisher noch nie, grüne nur ausnahmsweise gefunden wurden und dass auf der andern Seite speciell die blaue Structurfarbe nicht nur bei den Papageien, sondern bei den verschiedensten, nicht näher mit einander verwandten Vogelgruppen eine weite Verbreitung und mehr oder weniger hohe Ausbildungsstufe zeigt.

Schon diese verschiedenen hier aufgezählten Thatsachen lassen es interessant und wichtig erscheinen, eine definitive Lösung der Frage nach dem Zustandekommen der blauen Farbe zu suchen, vor Allem auch zu prüfen, ob nicht die typische Federstructur an und für sich die Bedingungen für die Entstehung einer blauen Farbe enthält und welche Umstände dann hinzutreten müssen, um diese Entwicklungstendenz in einer beliebigen Vogelgruppe zur Auslösung zu bringen.

Neben dieser Hauptfrage, welche den Histologen und den Physiker in gleicher Weise angeht und für welche wir nunmehr, wie wir glauben, eine befriedigende Lösung vorlegen können, sollen in einem zweiten Abschnitt noch einige andere Fragen behandelt werden, welche grossen Theils biologischen Inhalts sind und, soweit es sich um den Farbensinn der Vögel handelt, in gewissem Sinne auch das Gebiet der Thierpsychologie streifen.

I. Histologisch-physikalischer Theil.

Von V. Häcker und G. Meyer.

Literatur. Bogdanow[1]) hat zuerst gezeigt, dass sich aus den blauen Vogelfedern nicht etwa ein blauer, sondern stets nur ein brauner Farbstoff herausziehen lasse. Er rechnete daher die blauen Federn zusammen mit den metallisch glänzenden zu den „optischen Federn", bei denen die Farbe nicht durch ein entsprechend gefärbtes Pigment, sondern durch eine besondere Structur zu Stande kommt.

Fatio[2]) ging einen Schritt weiter, indem er, unter Hinweis auf die Verschiedenheit der mikroskopischen Structur, die blauen, nicht metallisch glänzenden und verschiedene lebhaft grün gefärbte, gleichfalls nicht metallisch glänzende Federn als plumes emaillées von den metallisch glänzenden plumes optiques abtrennte. Den Namen „emaillées" gab er den genannten Federn deshalb, weil sie im Innern der Federäste (Fiedern 1. Ordnung, barbes, rami) unter der Rindenschicht („Epidermis" Fatio's) regelmässig eine Lage grosser polygonaler Zellen zeigen, welche er mit einem Email vergleicht (vgl.

1) A. Bogdanow, Etudes sur les causes de la coloration des oiseaux, in: Rev. zool., V. 10, 1858; s. auch: Journ. Ornithol., V. 6, 1858, p. 311—312.

2) V. Fatio, Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes, in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, V. 18, 1866, p. 249 ff.

hierzu Fig. 2 u. 3 des vorliegenden Aufsatzes). Fatio fand ferner, dass die Rindenschicht ungefärbt ist, dass die Emailzellen bei den blauen Federn im durchfallenden Licht einen hellen, gelblichen oder grünlichen, bei den grünen Federn einen rosenfarbigen oder leicht röthlichen Ton zeigen und dass sich unter ihnen ein Strang von Zellen „à noyaux fortement pigmentés" vorfindet. Die Federnstrahlen (Fiedern 2. Ordnung, barbules, radii) sitzen an der Unterseite der häufig stark abgeplatteten Federäste und sind ungefärbt oder schwärzlich pigmentirt.

Wie Fatio weiterhin nachwies, verlieren die Federäste die blaue oder grüne Färbung und erscheinen braun oder schwarz, sobald man die Emailschicht wegkratzt. Demnach müssen eben die Emailzellen die Ursache der lebhaften Färbung bilden und zwar, wie Fatio unter Benutzung einer von Dove für andere Körper gegebenen Erklärung annimmt, in der Weise, dass ein „Durchgang der im Federcentrum reflectirten Strahlen durch eine obere, durchsichtige, anders gefärbte und gleichfalls reflectirende Schicht" stattfindet.

In eingehenderer Weise hat später Gadow[1]) den Gegenstand behandelt. Er bestätigt zunächst durch weitere Versuche die Behauptung Fatio's, dass die „prismatic cones", d. h. die Emailzellen, die Ursache der Blaufärbung sind. Wenn man nämlich die blauen Federn eines Aras oder einer *Artamia* zwischen zwei Platten presst, so dass die prismatischen Zellen zerquetscht werden, oder wenn man dieselben durch Hämmern zertrümmert, so verschwindet das Blau, und die verletzten Theile erscheinen bräunlich. Man kann also, wie Gadow sagt, die Structur- oder optische Farbe aus der Feder herausklopfen.

Gadow suchte dann weiterhin durch eine genauere histologische Untersuchung des Oberflächenbildes und durch Feststellung der Maasse eine Grundlage für die physikalische Erklärung zu gewinnen. Nach seinen Untersuchungen an verschiedenen Objecten (*Coereba*, *Artamia*, *Pitta* u. a.) stellt die Rindenschicht eine durchsichtige, leicht gelblich gefärbte oder vielleicht auch ganz farblose Scheide von 1,4 bis 4,3 μ Dicke dar. Die darunter liegende, aus Prismen mit polygonaler, häufig 6eckiger Basis bestehende Emailschicht hat eine Dicke von 3—11 μ. Bezüglich der Structur dieser prismatischen Zellen konnte Gadow, der, wie gesagt, nur das Oberflächenbild untersuchte,

1) H. Gadow, On the colour of feathers as affected by their structure, in: Proc. zool. Soc. London, 1882, p. 409 ff.

zu keinem befriedigenden Resultat gelangen. Immerhin beobachtete er bei *Pitta moluccensis* und bei *Artamia* an der Oberfläche der Zellen ein System von ausserordentlich feinen Linien oder Rippen (ridges), welche parallel zur Längsaxe der Prismen, also senkrecht zur Längsaxe und Oberfläche der Federstrahlen verlaufen. Die Breite einer einzelnen Rippe berechnete er auf weniger als 0,6 μ. Unter der Emailschicht folgt nach GADOW eine Lage bräunlichen Pigments, über deren histologische Beschaffenheit er gleichfalls keine weitern Angaben machen konnte.

Zu der Frage nach der Ursache der Blaufärbung übergehend, stellt GADOW zunächst fest, dass die durchsichtige Rindenschicht ungefähr 10mal zu dick ist, um nach Art eines dünnen Plättchens wirken zu können, da die Dicke farbengebender Plättchen nur 0,06—0,4 μ betrage. Ueberdies komme eine ganz ähnliche dünne Schicht auch bei rothen und schwarzen Federn vor.

Der bezüglich der Farbenbildung wichtigste Theil ist vielmehr auch nach GADOW's Darstellung die Emailschicht. Allerdings sei die Dicke dieser Schicht zu beträchtlich und zu grossen Schwankungen unterworfen, als dass man für die ganze Schicht als solche eine Farbenbildung nach Art der dünnen Plättchen annehmen könne. Ja, schon die Zellwand allein sei zuweilen nicht dünn genug, um die Anwendung jener Theorie zu erlauben. Es bleibe also nichts übrig, als die von GADOW an der Oberfläche der Zellen beobachteten Streifen oder Rippen. Da nun die Wellenlänge des rothen Lichts 0,7 μ, die des violetten 0,4 μ betrage, so seien jene Streifen bei einer Breite von 0,6 μ sogar noch schmäler als eine Wellenlänge und man könne daher annehmen, dass es sich um die Bildung von „Gitterfarben" handle.

GADOW hält es allerdings für zweifelhaft, ob dieses Liniensystem die einzige Ursache der blauen Farbe sei. Wahrscheinlich beeinflussen nach ihm auch die Rindenschicht und die prismatischen Zellen selber das durchgehende Licht, die erstere, indem sie das Licht reflectire, ähnlich wie ein polirtes oder gefirnisstes Stück Holz seine Farbe besser als ein unbearbeitetes hervortreten lasse, die letztern, indem ihre Wandung wenigstens dann, wenn sie eine sehr geringe Dicke aufweist, nach Art eines dünnen Plättchens wirke. Auf alle Fälle sei die Entstehung der Blaufärbung das Ergebniss eines sehr complicirten Vorganges.

Von spätern Autoren hat dann zunächst KRUKENBERG [1]), in seinen,

1) L. F. W. KRUKENBERG, Vergleichend-physiologische Vorträge.

auf die Farbstoffe der Vogelfedern bezüglichen Untersuchungen auf die Angaben von Fatio und Gadow Bezug genommen, freilich mit dem skeptischen Zusatz, dass das Zustandekommen der Blaufärbung in den Vogelfedern äusserst schwer, aller Wahrscheinlichkeit nach ganz unmöglich zu erklären sei.

Einige Jahre später hat einer von uns, Häcker, in seiner Dissertation [1]) den Gegenstand abermals in Angriff genommen. Die blauen Federn zahlreicher Arten wurden bei Oberflächenansicht und vor Allem auch auf Querschnitten durch die Federäste untersucht. Es konnte zunächst ganz allgemein bestätigt werden, dass die blaue Farbe ihren Sitz in den Federästen (rami) habe und dass in denselben sich von aussen nach innen folgende Reihenfolge von Schichten verfolgen lasse (vgl. Taf. 14, Fig. 3 u. 4):

1) die, zuweilen von einem besondern Oberhäutchen (Epitrichium) überzogene, hornartige und vollkommen pigmentlose Rindenschicht;

2) eine oberflächliche Lage besonders differenzirter, mit dicken Wandungen versehener, meist pigmentirter Markzellen, die Schirmzellenschicht (der „Email" Fatio's, die „prismatic cones" Gadow's);

3) die tiefern Lagen von wabig angeordneten, dünnwandigen und mit dunklem Pigment erfüllten Markzellen, die Pigmentschicht.

In den meisten damals untersuchten Fällen fand sich eine Schirmzellenschicht nur an der nach oben gerichteten Seite der Federäste [2]). Auch die Rindenschicht zeigt häufig nur an dieser Seite eine deutlich hervortretende Ausbildung, so dass in vielen Fällen bei gleichzeitiger Abplattung der Federäste die verschiedenen Schichten nicht concentrisch, sondern unter einander gelagert erscheinen (Fig. 3). Die zum Theil in glänzendem Lackblau leuchtenden Federn vieler Eisvögel (*Alcedinidae*), Schreivögel (*Cotingidae* und *Pittidae*) und besonders diejenigen verschiedener *Irena*-Arten (*Dicruridae*) zeigen diesen Typus in ausgeprägter Weise.

Wie seine Vorgänger, so sucht auch Häcker die eigentliche

---

3. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben, Heidelberg 1884, p. 113.

1) V. Häcker, Ueber die Farben der Vogelfedern, in: Arch. mikr. Anat., V. 35, 1890.

2) Nur bei der neuholländischen Gattung *Malurus* (Fam. *Muscicapidae*) wurden Federn mit einer zweiseitigen Ausbildung der betreffenden Schicht gefunden (vgl. Fig. 6).

Quelle der Blaufärbung in der „Schirmzellenschicht". Der Ansicht GADOW's, wonach die blaue Farbe durch ein an der Oberfläche der Prismen gelegenes System von feinen Linien oder Rippen bewirkt und also nach Art der „Gitterfarben" gebildet werde, vermochte sich der Verf. allerdings nicht anzuschliessen, da er auch mit den besten Hülfsmitteln weder an den von GADOW untersuchten Oberflächenbildern, noch auf Schnitten die Existenz oder wenigstens das regelmässige Vorkommen solcher Liniensysteme in der für die GADOW'sche Erklärung zu postulirenden Weise aufzufinden vermochte.

Durch verschiedene Versuche gelangte HÄCKER vielmehr zu der, wie wir jetzt wohl sagen können, richtigen Anschauung, dass der Luftgehalt der „Schirmzellen" und die in vielen Fällen festgestellte Porosität ihrer Wandungen für die Erzielung des Farbeneffects ausschlaggebend seien. „Bei Querschnitten zeigen nämlich nur diejenigen Zellen noch in ausgeprägter Weise die typische Färbung (Blau im auffallenden, Gelb im durchgehenden Licht), welche noch Luft enthalten. Sehr schön tritt dies namentlich bei Querschnitten durch die Federn von *Cotinga* hervor [vgl. fig. 18 der frühern Arbeit, Fig. 3 auf Taf. 14]: überall, wo die Luft nicht durch das Einschliessungsmittel verdrängt worden ist, d. h. wo sie den ganzen Zellraum und namentlichen die zahlreichen Poren, welche besonders schön bei *Cotinga* sichtbar sind, durchdringt, tritt die Färbung hervor. Ist dagegen das Einschliessungsmittel (Canadabalsam, Glycerin) eingedrungen, so verschwindet die Färbung." Der Verf. zog nun auf Anrathen seines Lehrers F. BRAUN, damals Professor der Physik in Tübingen, die Verschiedenheit des Brechungsexponenten der Zellwandsubstanz und der Luft heran, indem er die Annahme aufstellte, dass die Substanz der Wandung der Schirmzellen eine solche Beschaffenheit besitze, dass die Verschiedenheit des Brechungsexponenten dieser Substanz von demjenigen der Luft besonders gross für blaue und violette Strahlen sei. Daher werde beim Durchtritt von Licht durch die Schirmzellen hauptsächlich das blaue Licht zurückgeworfen, und die blaue Farbe werde um so intensiver sein, je öfter eine solche Reflexion erfolge, d. h. je mehr die Zellwandung von Poren durchsetzt sei [1]).

1) „Es falle z. B. ein Bündel von 1000 Strahlen, worunter 900 andersfarbige und 100 blaue sich befinden, auf. Beim Passiren der Trennungsfläche der Zellwandsubstanz und der Luftcanäle werden z. B. von erstern zurückgeworfen 30 Proc., von letztern 50 Proc. Es werden also an der ersten Trennungsfläche zurückgeworfen 0,3 × 900 andersfarbige, 0,5 × 100 blaue Strahlen. Von diesen werden an einer zweiten

Aus einigen weitern Versuchen wurde dann geschlossen, dass der dunklen Pigmentlage die Aufgabe zufalle, das blaue Licht vor Trübung durch andersfarbige Strahlen zu schützen, während die Rindenschicht durch Leitung eine gleichmässig blaue Oberflächenfärbung bewirke.

Die hier versuchte Erklärung der Blaufärbung konnte nicht vollständig befriedigen, und nachdem der Verfasser des Aufsatzes aus verschiedenen Veranlassungen immer wieder auf die Frage zurückgekommen war, ohne jedoch wesentliche Forschritte zu erzielen, wurde vor mehreren Jahren von uns beiden eine gemeinsame Bearbeitung des Gegenstandes verabredet und in Gang gesetzt.

Grundversuch. Wenn man eine himmelblaue Feder von *Cotinga* oder *Malurus* in trocknem Zustand mit starken Vergrösserungen (z. B. Seibert 2 mm) betrachtet, so erscheinen die Federäste der Hauptsache nach trüb graublau, und nur die am Rande gelegenen Zellen, durch welche das Licht in Folge des Mangels einer Pigmentunterlage ungehindert von unten her durchpassiren kann, zeigen eine trüb gelbe oder röthlichgelbe Färbung. Wenn man nun an einer Stelle die Rindenschicht durch Schaben verletzt, so dass Flüssigkeiten ungehindert eintreten können, und an den Rand des aufgelegten Deckglases einen Tropfen Canadabalsam setzt, so gewahrt man an den Randzellen folgende Erscheinung (Fig. 1 u. 2): an den bis dahin gleichmässig gelb oder röthlichgelb gefärbte Email- oder Kästchenzellen[1]) scheint sich die färbende Substanz zu contrahiren, wobei in den Anfangsstadien dieses Processes die Peripherie der zurückweichenden „Farbmasse“ nicht ganzrandig, sondern mit radiär gerichteten, stachel- oder zottenartigen Fortsätzen versehen erscheint (Fig. 2, b). Nach einiger Zeit hat sich das Bild noch weiter verändert: die einzelne Zelle erscheint als ein vollkommen farbloses Kästchen, dessen rundlicher Hohlraum von einer Luftblase eingenommen ist und dessen Wandungen vielfach noch dunkel gekörnelt erscheinen (Fig. 2, c). Zuletzt verschwindet auch die Luftblase, während in der

---

Trennungsfläche zurückgeworfen $(0{,}3)^2 \times 900$ andersfarbige, $(0{,}5)^2 \times 100$ blaue. Je öfter nun eine Reflexion an einer Trennungsfläche eintritt, um so günstiger wird sich das Verhältniss für die blauen Strahlen herausstellen, um so kräftiger wird die Blaufärbung werden.“

1) Wir ziehen an Stelle des nicht glücklich gewählten Ausdrucks „Schirmzellen“ die streng morphologische Bezeichnung „Kästchenzellen“ vor.

Kästchenwandung an einzelnen Stellen noch einige dunklere Punkte wahrzunehmen sind (Fig. 2, d).

Die hier beschriebene Erscheinung kann nur so erklärt werden, dass die durch die verletzten Rindenpartien eingedrungene Flüssigkeit die Luftfüllung allmählich aus den einzelnen Kästchen verdrängt, und zwar schreitet der Process, wahrscheinlich je nach der besondern Structur der einzelnen Kästchen, verschieden rasch und verschieden weit fort, so dass man auch noch am hart gewordenen Canadabalsampräparat, ja sogar noch auf Schnitten (Fig. 3) unter Umständen die einzelnen Phasen des Processes fixirt finden kann.

Es geht nun weiterhin aus dem mikroskopischen Bild mit Sicherheit hervor, dass die Wandung der Kästchen von grossen Theils radiär gerichteten Poren durchsetzt ist, durch welche die Flüssigkeit durch capillare Kräfte in die Kästchen eindringt. Die stachel- oder zottenartigen Fortsätze, welche die „Farbmasse" in den Anfangsphasen des Processes aufweist (Fig. 2, b; 3 b u. c) zeigen den Weg, auf welchem die Luftfüllung durch die Flüssigkeit zurückgedrängt wird, also die Poren der Wandung an, und ebenso sind die dunklen Punkte, welche die Kästchenwandung in den Endphasen des Processes erkennen lässt (Fig. 2, c u. d; 3 d), als kleinere, mit winzigen Luftresten besetzte Abschnitte der Poren anzusehen.

An den vollkommen durchtränkten Zellen ist in der Regel, wenigstens bei *Cotinga*, von dieser porösen Beschaffenheit der Wandungen nichts mehr zu sehen, ein Verhalten, welches in dem gleichen Brechungsexponenten der Zellwandsubstanz und des Canadabalsams seine Erklärung findet. Nur bei einigen Formen, z. B. bei *Malurus*, lässt sich auf Schnitten an den vom Schnitt nicht getroffenen Kästchen eine oberflächliche Punktirung der Kästchenwandung erkennen, welche vermuthlich die äussern Oeffnungen der Poren darstellt (Fig. 6).

Wenn also auch diese Poren bei *Cotinga* u. a. nur im Füllungszustand und zwar nur während des Zurückgehens der Luft und des Vordringens der Flüssigkeit wahrnehmbar sind, so kann doch an ihrer regelmässigen Existenz nicht gezweifelt werden, da der ganze Verlauf des Entfärbungsprocesses ihr Vorhandensein mit Sicherheit beweist. Man kann überdies einen ganz analogen Vorgang künstlich ins Leben rufen, wenn man die Gehäuse von gewissen perforaten Thalamophoren, beispielsweise von den in Seewasseraquarien leicht zu cultivirenden Textularien, durch Rösten lufttrocken macht und sie dann unter mikroskopischer Controle mit einer Flüssigkeit benetzt. Schon bei Anwendung von Canadabalsam, noch mehr aber bei den später zu erwähnenden

Substanzen von geringerm Brechungsexponenten gewährt die Verdrängung der Luft ein dem hier geschilderten ganz analoges Bild.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass die Luftfüllung der Kästchen, speciell ihrer Wandporen die Ursache für die Erscheinung ist, dass die betreffende Zellenlage in durchgehendem Licht röthlichgelb, in auffallendem himmelblau erscheint.

Man könnte schliesslich noch das Bedenken erheben, dass dieses Ergebniss für die lufttrockenen Federn älterer Vogelbälge Geltung haben möge, dass aber doch vielleicht bei frischen, dem lebenden Vogel entnommenen Federn die mitspielenden Factoren etwas andere seien. So unwahrscheinlich dies von vorn herein auch erscheint, so wurde doch diesem möglichen Einwurf dadurch begegnet, dass frische, einem lebenden Ara (*Sittace macao* L.) abgenommene Blaufedern demselben Verfahren unterworfen wurden. Es stellte sich dabei heraus, dass sich auch bei diesen die Verdrängung und Auflösung der Luft in der nämlichen Weise und unter denselben Färbungserscheinungen vollzog wie bei der *Cotinga*-Feder.

Es sollen an den hier besprochenen Grundversuch zunächst die Versuche mit andern Flüssigkeiten angereiht werden.

Flüssigkeiten mit ähnlichem Brechungsexponenten wie Canadabalsam, so z. B. Xylol, Benzol und Cedernöl (Immersionsöl), führten die nämlichen Erscheinungen herbei wie jener. Nur vollzog sich, entsprechend der grössern Dünnflüssigkeit der genannten Substanzen, der Vorgang weit rascher, zum Theil beinahe momentan. Das Ergebniss war auch hier grosse Durchsichtigkeit und vor Allem vollkommene Farblosigkeit der imbibirten Partien der Federäste.

Eine andere Erscheinung tritt nun aber bei Anwendung von Flüssigkeiten mit geringerm und andrerseits von solchen mit höherm Brechungscoëfficienten zu Tage. Bei Behandlung mit Alkohol, einer Substanz, welche die Wand sehr leicht benetzt, werden an den Stellen, an welchen die Rindensubstanz durch Schaben verletzt worden ist, die Randzellen beinahe momentan durchsichtig goldgelb im durchgehenden, hellblau im auffallenden Licht. In den Hohlräumen der Kästchen bleiben noch längere Zeit, etwa 10 Minuten lang, die Luftblasen bestehen, mit dem Verschwinden derselben erscheinen die betreffenden Partien bei Anwendung nicht sehr starker Objective im durchfallenden Licht blassgelb, im reflectirten blassblau. In Fig. 5 ist der Anfang des Processes, wie er bei einer frischen Feder

des Ara (*Sittace macao* L.) sich abspielt, dargestellt. Die Fig. 5 giebt ein Stück eines Federastes in seitlicher Ansicht in denselben Grössenverhältnissen wie das zur Orientirung beigegebene Querschnittsbild Fig. 4. Man sieht in Fig. 5 rechts von der Schnittfläche aus den Alkohol in die Kästchenzellen vordringen, so dass dieselben beinahe unmittelbar nach der Imbibition im durchgehenden Licht goldgelb erscheinen. Die links gelegenen, noch mit Luft gefüllten Kästchen erscheinen unter der Wirkung des reflectirten Lichts trüb grünblau. In Bezug auf die Vertheilung des braunen und gelben Pigments sowie die Anordnung der nicht differenzirten Markzellen und der Federstrahlen ist die Fig. 5 mit dem Querschnitt Fig. 4 zu vergleichen.

In noch geringerm Grade als durch Alkohol wird die Farbenerscheinung durch Wasser gestört. An den verletzten Stellen erscheinen die Randzellen beim Eindringen von Wasser röthlichgelb im durchgehenden, marineblau oder meergrün im auffallenden Licht, und zwar erscheinen bei Anwendung von Seibert 2 mm die Kästchenwandungen in durchgehendem Licht hoch gelb und deutlich körnig, die Lumina der Kästchen orangefarben. Es bleiben also bei Wasserdurchtränkung die Poren dauernd sichtbar.

Geht man nun zu Substanzen über, welche einen höhern Brechungsexponenten als Canadabalsam, Xylol u. s. w. besitzen, indem man beispielsweise Mischungen von Benzol und Schwefelkohlenstoff mit steigendem Zusatz des letztern verwendet, so wird man zunächst an den durchtränkten Stellen so wenig eine Farbenerscheinung wahrnehmen wie bei der Behandlung mit Canadabalsam. Aber schon bei dem Mischungsverhältniss Schwefelkohlenstoff : Benzol = 3 : 1 treten wieder Spuren einer Farbenerscheinung auf, und das Mischungsverhältniss 7 : 1 giebt ebenso wie reiner Schwefelkohlenstoff eine ganz entschiedene Farbenerscheinung, indem bei Anwendung schwächerer Systeme (Seib. Obj. 16 mm, Oc. 8) die verletzten Stellen deutlich gelb im durchgehenden, deutlich blau im auffallenden Licht erscheinen.

Aus den Versuchen, welche an derselben Feder hinter einander und wiederholt mit immer gleichem Resultat vorgenommen werden können, geht mit Klarheit hervor, dass die Farbenerscheinung verschwindet, wenn die Kästchen, bezw. ihre Poren mit einer Substanz imbibirt sind, deren Brechungscoëfficient demjenigen der Wandsubstanz gleich kommt, dass jedoch die Farbenerscheinung hervortritt, sobald der Brechungscoëfficient der imbibirenden Substanz merklich verschieden

und zwar entweder kleiner (Alkohol, Wasser) oder grösser (Schwefelkohlenstoff) ist.

Folgende Zusammenstellung (Tabelle 1) soll dieses Verhältniss in übersichtlicher Weise veranschaulichen:

Tabelle 1.

	Brech.-Exp. für Na-Licht	
Reiner Schwefelkohlenstoff	1,627	Deutliche Farbenerscheinung (im reflectirten Licht blass blau, im durchgehenden blass gelb)
7 Volumtheile Schwefelkohlenstoff + 1 Volumth. Benzol	> 1,558	
3 Volumtheile Schwefelkohlenstoff + 1 Volumth. Benzol	> 1,558	Spuren einer Farbenerscheinung
1 Volumtheile Schwefelkohlenstoff + 1 Volumenth. Benzol	1,558	Keine Farbenerscheinung
Canadabalsam	ca. 1,54	
Cedernöl	1,515	
Xylol	1,502	
Benzol	1,501	
Alkohol	1,362	Deutliche Farbenerscheinung (im reflectirten Licht hellblau, im durchgehenden goldgelb, später blassgelb)
Wasser	1,333	Starke Farbenerscheinung (im reflectirten Licht meergrün, im durchgehenden röthlichgelb), grosse Durchsichtigkeit, jedoch Hervortreten der Poren
Luft	1,000	Starke Farbenerscheinung (im reflect. Licht trübblau, im durchgehenden trüb röthlichgelb), Undurchsichtigkeit

Die Tabelle zeigt ohne Weiteres, dass die Federn farblos erscheinen, wenn die Kästchen mit einer Flüssigkeit gefüllt sind, deren Brechungsexponent rund 1,52 für Na-Licht beträgt, dass die Farbenerscheinung dagegen sichtbar wird, wenn die aufgesaugte Flüssigkeit einen Brechungsexponenten besitzt, der merklich grösser oder kleiner als 1,52 ist. Aus diesen Thatsachen ist zu schliessen, dass der Brechungsexponent der Kästchensubstanz 1,52 für Na-Licht beträgt.

Physikalische Erklärung. Ausgehend von der Thatsache, dass die Wände der Kästchen durch die nach aussen führenden Canäle in kleine, von Luft umgebene Stücke zerlegt werden, könnte man zunächst die Annahme [1]) machen, dass die Kästchensubstanz für das

1) Vgl. zu dem Folgenden: Christiansen, in: Ann. Phys. Chem., V. 23, 1884, p. 291; V. 24, 1885, p. 439.

gelbe (zu der blauen Federnfarbe complementäre) Licht denselben Brechungsexponenten wie die Luft besitzt, während für die andern Farben beträchtliche Unterschiede in den Werthen beider Brechungsexponenten bestehen. In diesem Fall würde das gelbe Licht durch das Gemisch von Kästchensubstanz und Luft ungebrochen hindurch gehen und an der schwarzen Pigmentschicht absorbirt werden, während die Strahlen von allen andern Farben durch Brechung und Reflexion eine Ablenkung von der Einfallsrichtung erfahren und schliesslich in das Auge des Beschauers gelangen. Dieser erblickt daher die mit weissem Licht beleuchtete Feder in einer zu dem absorbirten Gelb complementären Farbe.

Diese Erklärungsweise würde verlangen, dass für Gelb Luft und Kästchensubstanz denselben Brechungsexponenten besitzen, nämlich den der Luft für Na-Licht, 1,0003. Die oben erwähnten Versuche, bei welchen durch Verdrängung der Luft durch Flüssigkeiten die Farbenerscheinung beseitigt wurde, lehren aber, dass der Brechungsexponent der Kästchensubstanz für weisses Licht, welcher mit dem für das grüngelbe Licht zusammenfällt, rund den Werth 1,52 hat. Die beiden Zahlen weichen so weit von einander ab, dass die besprochene Hypothese über die Entstehung der blauen Farbe ohne Weiteres als unzulässig erscheint.

Allgemeiner ist die 1890 gemachte Hypothese [1]), welche einen nach dem blauen Ende des Spectrums hin zunehmenden Unterschied der Brechungsexponenten von Kästchensubstanz und Luft fordert. Wie oben (S. 272) gezeigt wurde, muss unter diesen Umständen bei einfallendem weissen Licht der blaue Antheil in grösserer Intensität reflectirt werden als die übrigen Farben.

Es wird sich im Folgenden zeigen, dass bei Aufstellung dieser Hypothese nicht alle Thatsachen berücksichtigt sind, und wir glauben erweisen zu können, dass die blaue Farbe erklärbar ist:

1) durch die Verschiedenheit der Brechungsexponenten von Kästchensubstanz und Luft, und zwar ohne dass (wie dies die Hypothese von 1890 verlangt) für das Blau dieser Unterschied erheblich grösser als für das Roth ist, und

2) durch die geringen Dimensionen der Canäle, deren Durchmesser klein ist gegen die Wellenlänge des Lichtes [2]).

1) Vgl. oben S. 272.

2) Vgl. für das Folgende: Lord Rayleigh, in: Phil. Mag., (4) V. 41, 1871, p. 274 und (5) V. 47, 1899, p. 375, sowie Bock, in: Ann. Phys. Chem., V. 68, 1899, p. 674.

Nach Beobachtungen mittels stärkster Seibert'scher und Zeiss'scher Systeme beträgt der Durchmesser der Poren einer *Malurus*-Feder etwa 0,3 μ, der der *Cotinga*-Feder wohl noch etwas weniger. Der beobachtete Durchmesser der Canäle ist also kleiner als die Wellenlänge des rothen Lichtes (0,8 μ) und liegt nahe der Grenze der Leistungsfähigkeit optischer Systeme. Vielleicht besitzen die Canäle aber noch feinere Verzweigungen, welche wegen ihres geringen Durchmessers durch das Mikroskop nicht mehr erkennbar sind.

Die Wände der Kästchen sind demnach von lufthaltigen Röhren durchsetzt, deren Durchmesser kleiner ist als die Wellenlänge des Lichtes, d. h. wir haben ein durchsichtiges Medium vor uns, in welches durchsichtige Körper eingebettet sind, deren Dimensionen klein sind gegen die Wellenlänge des Lichtes und deren optische Dichtigkeit verschieden von der des Mediums ist. Der Brechungsexponent des durchsichtigen Mediums beträgt etwa 1,52, der der eingebetteten durchsichtigen Körper 1,0003.

Dringt nun in eine solche Combination von zwei durchsichtigen Körpern verschiedener optischer Dichtigkeit weisses Licht ein, so findet nach Lord Rayleigh an den eingebetteten Körperchen eine diffuse Reflexion des Lichtes statt, und zwar wird das blaue Licht bei der Reflexion bevorzugt. Da nämlich die Intensität des reflectirten Lichtes von jeder Farbe umgekehrt proportional der 4. Potenz der zugehörigen Wellenlänge ist $\left(I = \frac{\text{Const.}}{\lambda^4}\right)$, so werden bei der Reflexion die kurzwelligen, blauen Strahlen bevorzugt, während in dem durchgehenden Licht die gelben und rothen Strahlen überwiegen[1]).

In unserm Fall käme für die Ausbildung des Blau noch begünstigend in Betracht, dass die durch die Kästchen tretenden Strahlen, in denen der rothe und gelbe Antheil überwiegt, von der schwarzen Pigmentschicht absorbirt und dadurch dem Auge des Beschauers entzogen werden.

Eine Entscheidung, ob die hier aufgestellte Hypothese zutreffend ist, kann in der Weise geliefert werden, dass das von der blauen Feder reflectirte Licht in Bezug auf seine quantitative Farbenzusammensetzung verglichen wird mit dem an

1) Auf die Reflexion an kleinsten, in der Luft suspendirten Körperchen hat Lord Rayleigh die blaue Farbe des Himmelslichtes zurückgeführt.

einer weissen Fläche reflectirten Licht. Stellt die blaue Feder wirklich ein RAYLEIGH'sches Medium dar, so wird eine Begünstigung der blauen Strahlen hervortreten, während bei der Reflexion an einem weissen Körper das Verhältniss der Intensitäten der einzelnen Farben dasselbe bleibt wie im auffallenden Licht.

Die Messungen wurden in der Weise ausgeführt, dass auf die eine Spalthälfte eines KÖNIG'schen Spectrophotometers neuer Construction der blaue Theil eines ausgestopften *Malurus*-Balges, auf die andere Spalthälfte gleichzeitig ein Stück weisses Papier mittels einer Linse projicirt wurde. Vogel und Papier waren mit den durch ein Linsensystem parallel gemachten Strahlen einer elektrischen Bogenlampe beleuchtet.

In einer zweiten Beobachtungsreihe wurde der Vogelbalg durch ein Stück weisses Papier ersetzt und so die Reflexionsfähigkeit der blauen Federn mit derjenigen des weissen Papiers verglichen.

Endlich wurde, der Vollständigkeit halber, auch dasjenige Licht spectrophotometrisch untersucht, welches an einem blauen Glanzpapier, und dasjenige, welches an einem in der Masse blau gefärbten Papier, dessen Blau der Farbe der *Malurus*-Federn möglichst ähnlich war, reflectirt wurde.

Tabelle 2.

	Malurus	$\frac{1}{\lambda^4}$	$\frac{\frac{1}{\lambda^4}}{I} = \frac{1}{C}$	blaues Glanzpapier	blaues, in der Masse gefärbtes Papier
1	2	3	4	5	6
μ	%			%	%
0,656	20,6	5,40	26,2	28,2	21,1
0,630	21,7	6,35	29,3	19,1	16,5
0,604	23,5	7,52	32,0	16,3	16,6
0,581	26,2	8,77	33,0	16,4	17,1
0,566	27,4	9,74	35,5	17,1	18,5
0,548	28,8	11,09	38,5	21,6	23,8
0,531	34,2	12,58	36,8	26,6	27,7
0,516	39,3	14,11	35,9	31,8	32,2
0,505	43,3	15,37	35,5	39,8	38,4
0,492	—	17,06	—	45,1	41,4
0,481	47,6	18,69	39,3	56,7	52,6

Mittel: 35,6.

Die Tabelle 2 giebt eine Zusammenstellung der Resultate in der Weise, dass Columne 1 die Wellenlänge enthält, auf welche sich die photometrische Messung bezieht. In den Columnen 2, 5 und 6 sind der Reihe nach die Intensitäten I des an blauen *Malurus*-Federn, an

blauem Glanzpapier und an blauem, in der Masse gefärbtem Papier reflectirten Lichtes aufgeführt in Procenten der Intensität des an weissem Papier unter gleichen Bedingungen reflectirten Lichtes. Die Zahlen der Columne 3 sind proportional mit $\frac{1}{\lambda^4}$, und die Columne 4 enthält schliesslich die Quotienten

$$\frac{\frac{1}{\lambda^4}}{I} = \frac{1}{C}$$

Wenn die Auffassung der Kästchenzellen als eines RAYLEIGH'schen Mediums zutreffend ist, so müssen die Zahlen der Columne 4 constant sein, und in der That finden sich merkliche Abweichungen von dem Mittelwerth $\frac{1}{C} = 35{,}6$ nur im äussersten Roth und im äussersten Blau. Diese erklären sich durch die Schwierigkeit der Einstellung, da für diese Farben das Auge wenig empfindlich ist.

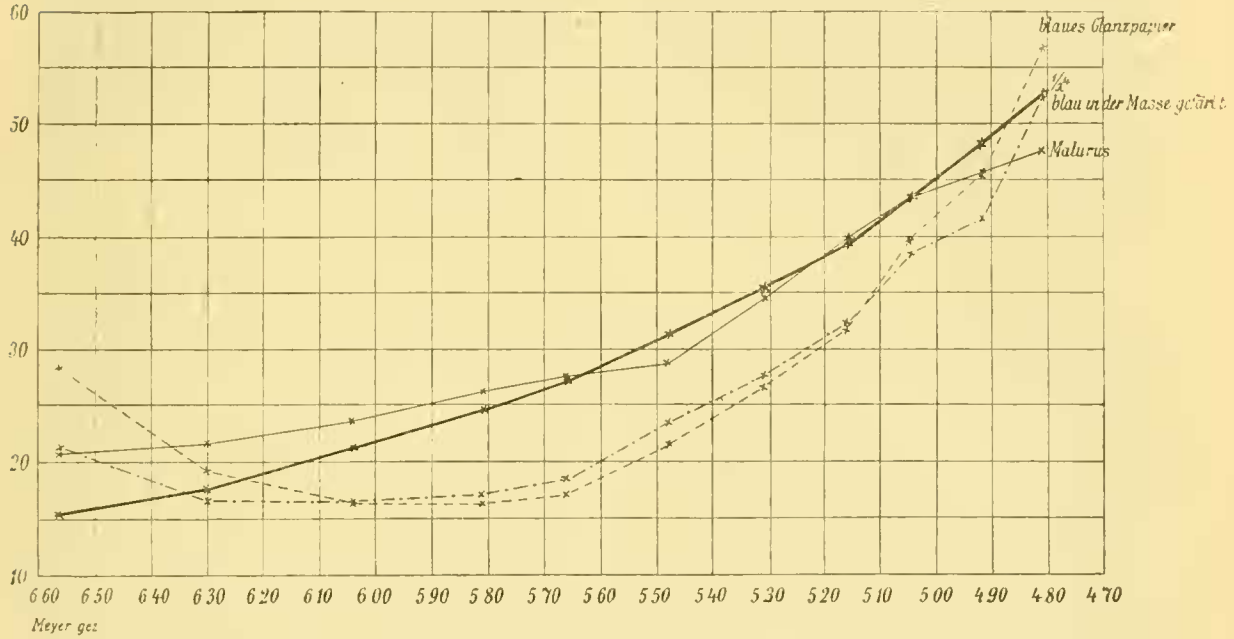


Fig. A. 4 Curven, welche die Intensitätsvertheilung der verschiedenen Farben für das von einem RAYLEIGH'schen Medium, von einer *Malurus*-Feder, von blauem Glanzpapier und von blauem, in der Masse gefärbtem Papier angeben. Die Curve für die *Malurus*-Feder deckt sich in dem Gebiet von 600—500 (0,6—0,5 μ), wo die Messungen die grösste Genauigkeit besitzen, sehr gut mit der theoretisch construirten, für ein RAYLEIGH'sches Medium geltenden Curve.

Eine Uebersicht über die Resultate der spectrophotometrischen Untersuchung geben die in Fig. A gezeichneten Curven, deren Abscissen die Wellenlängen, deren Ordinaten die Intensitäten des re-

flectirten Lichtes in Procenten der an weissem Papier reflectirten Intensität darstellen. Und zwar giebt die stark ausgezogene Linie die Werthe von $I = C.\frac{1}{\lambda^4}$, wenn man $C = \frac{1}{35{,}6}$ setzt und für $\frac{1}{\lambda^4}$ die Werthe der Columne 3 wählt. Diese Curve stellt also dar die Intensitätsvertheilung der verschiedenen Farben, wenn die reflectirten Intensitäten proportional mit $\frac{1}{\lambda^4}$ sind, also die Reflexion an einem durchsichtigen Medium, in welches durchsichtige Körper eingebettet sind, deren Dimensionen klein sind gegen die Wellenlänge des Lichtes und deren optische Dichtigkeit von der des Mediums verschieden ist.

Dieser theoretischen Curve schliesst sich die für die thatsächlich beobachteten Intensitäten (dünn ausgezogene Curve) in dem Gebiete von 0,6—0,5 μ, in dem die Messungen die grösste Genauigkeit besitzen, so gut an, dass die Entstehung der blauen Federfarbe wirklich der Reflexion des weissen Lichtes an den mit Luftcanälen durchsetzten Wänden der Kästchen zuzuschreiben ist.

Mit dieser Ansicht ist im Einklang die oben (S. 277) erwähnte Thatsache, dass die Aufsaugung von Flüssigkeiten, deren Brechungsexponenten grösser oder kleiner sind als derjenige der Kästchensubstanz, dieselbe blaue Farbe entstehen läst, wie sie bei Luftinhalt beobachtet wird. Denn nach Lord RAYLEIGH ist die Intensität des reflectirten Lichtes abhängig von dem Quadrat der Differenz der Brechungsexponenten der eingelagerten Körper und des Mediums, also unabhängig von dem Vorzeichen und demnach unabhängig davon, ob die Canäle beispielsweise mit Schwefelkohlenstoff oder mit Wasser gefüllt sind.

Ist der Unterschied der Brechungsexponenten ein sehr geringer, wie z. B. bei der Füllung der Canäle mit Wasser, so wird nach dem Obigen im reflectirten Licht das blaue Licht weniger vorwiegen, als wenn eine Luftfüllung vorhanden ist. Thatsächlich erscheint dann die Feder in einem gegen das Aussehen der ungeänderten Feder mehr grünlichen Ton (vgl. Tab. 1).

Auch das von unserer Ansicht postulirte Vorwiegen des Gelb und Roth im durchgelassenen Licht kommt zur Anschauung, wenn wir die Kästchenzellen im durchfallenden Licht nach Entfernung der Pigmentschicht betrachten, bezw. an den Randzellen, deren Pigmentschicht von dem Gang der Strahlen nicht getroffen wird (vgl. Fig. 1—3 u. 5).

Es sind also durch unsere Anschauung alle an den blauen Federn beobachteten Farbenerscheinungen erklärt, und es konnten auch die von der Kästchensubstanz geforderten Eigenschaften (Canäle von geringerm Durchmesser als die Wellenlänge des Lichtes, Brechungsexponent verschieden von dem der Luft) nachgewiesen werden.

II. Biologischer Theil.

Von V. Häcker.

Vorkommen der blauen Federfarbe. Es wurde im Vorstehenden gezeigt, dass beim Zustandekommen der blauen Farbe mehrere Factoren zusammenwirken, und zwar kommen in erster Linie in Betracht die Umwandlung der oberflächlich gelegenen Markzellen in „Kästchenzellen“ und die Concentrirung des braunen Pigments auf die darunter liegenden Markzellenlagen (Fig. 3). In zweiter Linie können dann noch hinzukommen die Verdickung der Rindenschicht und die Abplattung der ganzen Federnäste sowie der Wegfall der Federstrahlen.

Was den zuerst genannten Factor anbelangt, so zeigt schon die vergleichende Untersuchung, dass die Kästchenzellen in histologischer Hinsicht thatsächlich den Charakter von modificirten Markzellen haben und dass sie sich, abgesehen von der besondern Anordnungsweise, von den gewöhnlichen Markzellen durch die Verdickung ihrer Wandung und die stärkere Entwicklung der auch bei nicht-blauen Federn nachweisbaren Poren unterscheiden. Es kann nämlich leicht gezeigt werden, dass auch bei vielen nicht-blauen Federn, z. B. bei den grünen Federn der Papageien (*Sittace* u. a.) und der Meisen (*Parus coeruleus* u. a.), aber auch bei manchen gelben und braunen Federn die Wandung der oberflächlichen Markzellen eine ebensolche Luftfüllung aufweist wie die der typischen Kästchenzellen, eine Eigenthümlichkeit, die mit Bestimmtheit auf das Vorhandensein von Poren hinweist (Fig. 7).

Es lag nahe, den erwähnten Zusammenhang zwischen blauen und nicht-blauen Federn auch entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen und dabei vor Allem die Entstehung jener Poren zu verfolgen. Ich war daher seit Jahren bemüht, geeignete Entwicklungsstadien in die Hand zu bekommen. Es gelang mir auch einmal, gut conservirte Embryonen des Eisvogels (*Alcedo ispida*) mit ziemlich weit entwickelten Federkeimen zu erlangen, dagegen leider niemals junge Vögel, welche

den Beginn und Verlauf des Verhornungsprocesses zur Ansicht gebracht hätten. So ist es mir denn auch nicht gelungen, einen endgültigen Beweis für die Richtigkeit der Vorstellungen zu erbringen, zu welchen ich im Verlauf der Untersuchung bezüglich der Entstehung der Poren gelangte, nämlich der Annahme, dass die Poren der Kästchenzellen von pseudopodienartigen Plasmafortsätzen herrühren und also in genetischer Hinsicht mit den Poren der Hüllen mancher thierischen Eier vergleichbar seien.

Wie gesagt, lehrt uns aber schon die vergleichende Untersuchung den Zusammenhang der Structur der blauen Federn mit derjenigen anderer Federn, und wir finden gleichzeitig auch eine Erklärung für das gruppenweise, zweifellos polyphyletische Vorkommen der blauen Federfarbe in den verschiedenen Ordnungen und andrerseits auch Hinweise darauf, wie das Fehlen dieser Farbe in mehreren grössern Abtheilungen der Vögel zu deuten ist.

Eine Uebersicht über das polyphyletische Vorkommen der blauen Farbe erhält man am besten, wenn man von den Horizontal-Projectionen des Vogelstammbaums ausgeht, welche SHARPE auf Grund neuerer, hauptsächlich von FÜRBRINGER und ihm selbst herrührender Untersuchungen construirt hat[1]).

Eine erste Gruppe von „Blauvögeln“ bilden die zur Ordnung der Coraciiformes gerechneten Abtheilungen[2]) der Raken (*Coraciae*), Eisvögel (*Halcyones*), Bienenfresser (*Meropes*) und Sägeraken (*Momoti*). Neben ihnen stehen als zweite Hauptgruppe die Papageien (*Psittaci*).

Vereinzelte Vorkommnisse finden sich bei den Musophagi (*Turacus giganteus* VIEILL. u. a.), Cuculi (die madagassische Gattung *Coua*) und Rhamphasti (einzelne *Andigena*-Arten mit blaugrau gefärbter Unterseite), während in zahlreichen andern hierher gehörigen und theilweise durch sehr lebhafte Buntfärbung ausgezeichneten Abtheilungen (z. B. Trochili, Trogones, Pici) die blaue Farbe vollständig fehlt.

In sehr ausgeprägter Weise tritt das gruppenweise Auftreten

1) Vgl. R. B. SHARPE, A review of recent attempts to classify birds, Budapest 1891. Dieser als „Adresse an den 2. internationalen ornithologischen Congress in Budapest“ erschienenen Zusammenstellung liegen auch die im Erscheinen begriffenen neuen Handlisten des Britischen Museums zu Grunde.

2) Von SHARPE als Unterordnungen, gewöhnlich aber als Familien bezeichnet.

der blauen Farbe innerhalb der Ordnung der Passeriformes hervor. Man kann hier gewissermaassen fünf Herde unterscheiden: ein erstes Verbreitungscentrum bilden die *Corvidae* (*Garrulus*, *Cyanocitta*, *Cyanocorax* u. a.), denen sich ein vereinzeltes Vorkommen bei den *Paradiseidae* (*Paradisornis rudolphi* FINSCH) und die prachtvoll himmelblau gefärbten indomalayischen *Dicruridae* (*Irena cyanea* SHARPE u. a.) anschliessen.

Durch die *Coerebidae* wird die Verbindung mit dem zweiten Centrum, den *Tanagridae* und *Ploceidae*, hergestellt.

Eine dritte Gruppe bilden einige Vorkommnisse bei den einander nahe stehenden Familien der *Laniidae* (die madagassische *Artamia bicolor* L.) und *Paridae* (*Parus ultramarinus* BP., *coeruleus* L. und *cyanus* PALL.), während die vierte Hauptgruppe durch die *Turdidae* (*Monticola*, *Sialia* u. a.), *Timeliidae* (*Eupetes coeruleus* TEMM. in Neu-Guinea), *Pycnonotidae* (*Chloropsis*), *Muscicapidae* (*Malurus*, *Hypothymis*, *Xanthopygia*) und *Campephagidae* (*Graucalus*) gebildet wird.

Ein fünftes, sehr stark hervortretendes Centrum wird gebildet durch die zu den Schreivögeln (Passeriformes Oligomyodi) gehörigen Familien der *Pipridae*, *Cotingidae* und *Pittidae*.

Unter den übrigen Ordnungen der Vögel finden sich nur ganz vereinzelte Vorkommnisse, so unter den Galliformes (*Acryllium vulturinum* HARDW., Geierperlhuhn), Columbiformes (*Goura*; *Alectroenas madagascariensis* [L.], *Cyanotreron monachus* REINW.) und Ralliformes (*Porphyrio*).

In allen andern Abtheilungen fehlt die blaue Farbe.

Vom thiergeographischen Standpunkt aus betrachtet, würde zunächst zu bemerken sein, dass die blaue Farbe, wie die bunten Farben überhaupt, vorzugsweise bei tropischen und subtropischen Formen auftritt. Das leuchtende Blau, vor Allem das mit Verbreiterung der Federäste verbundene typische Himmelblau und Lackblau ist vorwiegend bei neotropischen (*Tanagridae*, *Cotingidae*, *Coerebidae*), indomalayischen (*Dicruridae*, *Pycnonotidae*, *Pittidae*) und australischen Formen (*Malurus*, verschiedene *Pittidae* und *Psittaci*) zu finden, während im äthiopischen Gebiet, abgesehen von einigen Halcyones, im Allgemeinen nur die weniger leuchtenden Nuancen, Blaugrün, Dunkelblau, Lila, auftreten (*Ploceidae*). Es soll weiterhin auf die Thatsache hingewiesen werden, dass speciell Madagascar mehrere Vogelgattungen beherbergt, welche innerhalb der betreffenden Familien bezw. Ordnungen die einzigen oder wenigstens beinahe ausschliesslichen Träger der blauen Farbe sind (*Coua*, *Artamia*, *Alectroenas*). Im paläarkti-

schen und nearktischen Gebiet nimmt die Zahl der blauen Formen bedeutend ab, die ausgesprochenen Blauvögel schieben nur einige wenige Vorposten in diese Regionen hinein (*Alcedo*, *Coracias*, *Garrulus* u. a.), und an Stelle des Himmelblau und Lackblau treten weniger leuchtende Töne auf. Blaukehlchen (*Cyanecula*) und Lasurmeise (*Parus cyanus*) stellen die letzten nordischen Ausläufer dar.

Wenn wir die blaue Farbe, ebenso wie die andern bunten Farben, zunächst einmal als eine Erkennungs- oder Schmuckfarbe auffassen, so erhebt sich vor Allem die Frage, wie das gruppenweise und zum Theil sporadische Auftreten der blauen Farbe zu erklären ist und warum bei manchen Abtheilungen mit vorherrschend bunt gefärbten Arten, z. B. bei den Spechten, Trogons und Fruchttauben, die blaue Farbe ganz oder beinahe fehlt. In gewissen Fällen giebt die Beschaffenheit der Federn eine directe Antwort auf diese Frage: so weisen z. B. bei den Tauben die im Querschnitt birnförmigen Federäste an ihrer Oberseite eine besonders starke Entwicklung der Rindenschicht auf (Fig. 8) und es ist ohne weiteres klar, dass hier die Gestalt der Federäste und die Ausbildung der Rinde die für die Erzielung der blauen Farbe nöthige Ausbreitung und optische Wirkung der Luftzellen verhindert. Es ist nun von Interesse, dass in den wenigen Fällen, in denen bei den Tauben eine blaue Farbe des Gesammtgefieders oder einzelner Theile desselben gefunden wird, dieselbe nicht in der gewöhnlichen Weise durch Ausbildung von Kästchenzellen in den Federästen zu Stande kommt, sondern dass sie ihren Sitz in den Federstrahlen hat. Noch auffallender ist aber der weitere Umstand, dass von den drei Gattungen zwei ganz verschiedene Wege gewählt werden, um die Federstrahlen zur Erzielung der blauen Farbe heranzuziehen. Während bei *Goura* und *Alectroenas* die Federstrahlen ausgeprägte Kästchenzellen mit ein- und untergelagertem braunem Pigment in zwei- bezw. einreihiger Anordnung aufweisen (Fig. 8 u. 9), erscheinen bei *Cyanotreron* die Strahlen der äussern Federhälfte sowohl im durchgehenden wie im auffallendem Licht hellblau gefärbt (Fig. 10). Dies weist aber darauf hin, dass hier die blaue Farbe auf einem die Strahlen durchtränkenden Farbstoff beruht, welcher vermuthlich mit dem in der Federmitte sich vorfindenden gelben Farbstoff chemisch zusammenhängt. Es würde dieser Fall das einzige bisher bekannte Vorkommniss eines blauen Farbstoffes im Vogelgefieder darstellen [1]).

1) Eine Darstellung des Farbstoffes durch Extraction ist mir bei

Es würde zu weit führen, wenn ich den Nachweis zu erbringen versuchte, dass auch in andern Fällen die besondere, für die betreffende Abtheilung charakteristische Federstructur das Auftreten der blauen Farbe verhindern kann.

Ich möchte aber nicht unterlassen, zu bemerken, dass mir bei den hierauf gerichteten Untersuchungen die anscheinend sehr weit gehende systematische Bedeutung der Federstructur und speciell des Fiederquerschnitts vor Augen getreten ist. Ich zweifle nicht daran, dass auf diesem Gebiet die Systematik noch sehr wichtige Anhaltspunkte und Aufschlüsse erhalten könnte, da offenbar in den einzelnen grössern Abtheilungen der Vögel ganz verschiedene und sehr zäh eingehaltene Wege verfolgt wurden, um bei der Feder den jeweils nöthigen Grad von Biegungsfestigkeit oder sonstige, mit ihren besondern Functionen zusammenhängende Eigenschaften zu erreichen [1]).

Stellung der blauen Farbe zu den übrigen Schmuckfarben (Entwicklung der Buntfärbung des Vogelgefieders).

Eine Durchmusterung gewisser tropischer, durch Buntfärbung ausgezeichneter Vogel-Abtheilungen, beispielsweise der Papageien oder Tanagras, führt zunächst zu dem Eindruck, dass die Vertheilung der zwischen Roth und Violett liegenden Schmuckfarben im Gefieder eine durchaus willkürliche und ungesetzmässige sei. Wenn wir beispielsweise sehen, dass in der nämlichen Papageien-Gattung (*Platycercus*) die eine Art, ganz ähnlich wie der Eingangs erwähnte Ara, die Farbenreihe des Spectrums in der Richtung von vorn nach hinten, eine andere Art dagegen dieselbe Reihe in umgekehrter Folge wiedergiebt [2]), so scheinen solche Fälle in der That für eine vollständige Regellosigkeit zu sprechen. Indessen treten immerhin bei Betrachtung eines grössern Materials gewisse allgemeiner geltende Anordnungs-

---

der geringen Menge der mir zur Verfügung stehenden Federn nicht möglich gewesen.

1) Ich möchte hier nur kurz erwähnen, dass z. B. die Tauben einen ganz ähnlichen Fiederquerschnitt zeigen wie die Lari und Limicolae (z. B. *Sterna* und *Totanus*), mit denen sie thatsächlich von verschiedenen neuern Systematikern zusammengestellt werden.

2) Bei *Platycercus eximius* Shaw ist der Vorderkörper (mit Ausnahme der weissen Kehle) roth, der Vorderbauch gelb, der Hinterbauch grün, der Schwanz blau, bei *Pl.* (*Psephotus*) *xanthorrhous* Gould dagegen die Schnabelgegend blau, der Hals grünblau, der Bauch gelb mit rothem Centralfleck.

verhältnisse hervor, und man vermag auch einige Gründe morphologischer und physiologischer Natur für diese Regelmässigkeiten anzugeben.

Braun- und Grünfärbung. Im Vogelgefieder kommen bekanntlich zwei Hauptgruppen von Farbstoffen vor, braune Melanine und gelbe und rothe Lipochrome. Beide Farbstoffclassen stehen in einer gewissen Unabhängigkeit von einander bezüglich der physiologischen Bedingungen ihres Auftretens, so dass, wie KRUKENBERG (l. c., p. 90) betont hat, bei partiellem Albinismus die Melanose ausbleiben kann, während sich die lipochromatischen Färbungen vollkommen normal entwickeln. So ist beispielsweise bei einem in der Stuttgarter Sammlung befindlichen partiellen Albino des Distelfinken (*Carduelis elegans*) das braune Pigment vollkommen verschwunden, während das rothe Schnabelfeld und die gelben Flügelbinden ihre ursprüngliche Farbe beibehalten haben.

Wie weiterhin die Vertheilung der Farbstoffe in den verschiedenen Ordnungen und ihr successives Auftreten in der Ontogenese mit Bestimmtheit zeigt, sind die Melanine als die ursprünglichen, die Lipochrome als die secundär hinzugekommenen zu betrachten.

Indem nun das primäre braune, sowohl in der Rindensubstanz als in den Markzellen enthaltene Pigment allmählich durch ein gelbes, hauptsächlich die Rindenschicht diffus durchtränkendes Lipochrom verdrängt wird, entsteht zunächst die Grünfärbung. Dies geht aus der Untersuchung der grünen Federn einheimischer Singvögel, z. B. der Rückenfedern der Blaumeise (Fig. 7), unmittelbar hervor: die Federäste enthalten in der Rinde den gelben Farbstoff, während in den bezüglich ihres Aussehens und ihrer Luftfüllung schon sehr an die Kästchenzellen erinnernden Markzellen noch Reste des braunen Pigments vorhanden sind. Die grüngelbe Farbe, in welcher die einzelnen Federäste bei schwächerer Vergrösserung und in reflectirtem Licht erscheinen, kommt also vorwiegend durch die gemeinsame Wirkung der gelben Rinde und der Markzellen zu Stande, welch letztere in Folge ihres Luftgehalts vorwiegend die grünen und blauen Strahlen reflectiren. Die grüne Gesammtfärbung der Feder selbst wird aber vor allem noch dadurch bewirkt, dass in den Federstrahlen das braune Pigment gegenüber dem gelben noch bedeutend vorwiegt und so eine Trübung der Gelbfärbung hervorruft: bei *Parus coeruleus* sind die Federstrahlen nur an der Basis gelb, in

den beiden obern Dritteln tief schwarzbraun gefärbt [1]), in andern Fällen, z. B. bei manchen Papageien, enthalten sie überhaupt keinen gelben Farbstoff. Alles in allem wird also das Grün erzeugt durch die combinirte Wirkung der Luftfüllung der Kästchen, der Gelbfärbung der Rindenschicht und der Braunfärbung der Federstrahlen (Fiedern 2. Ordnung).

Gelb als Fortschritt gegen Grün. Die Grünfärbung, welche wohl zunächst ebenso wie die Braunfärbung als Schutzfärbung zu betrachten ist, kann sich nun in der Weise zur Gelbfärbung weiter entwickeln, dass, zunächst im männlichen Geschlecht und demnach wohl unter der Wirkung der geschlechtlichen Auslese, der braune, melanotische Farbstoff an gewissen Körperstellen, namentlich an der Unterseite und am Kopf, vollständig verschwindet.

Allerdings werden auch jetzt noch von den luftgefüllten Markzellen vorwiegend grüne und blaue Strahlen reflectirt, so dass z. B. bei *Parus coeruleus* die einzelnen Federäste der gelben Bauchfedern im reflectirten Licht ebenso grüngelb erscheinen wie die Federnäste der grünen Rückenfedern. Aber der gelbe Farbstoff enthält in Folge seiner Alleinherrschaft in den Federstrahlen so sehr das Uebergewicht, dass als Gesammtwirkung doch die reine Gelbfärbung entsteht. Dieser, unter die Kategorie des partiellen Albinismus fallende Process lässt sich bei den Männchen vieler einheimischer Arten verfolgen. Es sei nur an die Goldammer (*Emberiza citrinella*), an verschiedene Finkenarten und an die Goldamsel (*Oriolus galbula*) erinnert.

So bildet sich also auf dem Boden der braunen und grünen Schutzfärbung die gelbe Schmuckfärbung aus, entsprechend der weit verbreiteten Erscheinung, dass die unter der Wirkung der natürlichen Auslese entstandenen Merkmale eine secundäre Weiterbildung unter der Wirkung der geschlechtlichen Auslese erfahren können.

Orange und Roth als Fortschritt gegen Gelb. Zahlreiche Vorkommnisse weisen uns nun weiter darauf hin, dass die rothen und orangefarbenen Farbstoffe der Vogelfedern gegenüber den gelben eine höhere Entwicklungsstufe darstellen.

Beispielsweise ist bei einer Fruchttaube (*Chrysoenas victor* Gould) das Gesammtgefieder des Weibchens grün, das des Männchens orangeroth. Bei verschiedenen Vögeln aus den Familien der Fringilliden, Ploceiden, Tanagriden und Campephagiden ist das Gefieder der jungen

1) In der Fig. 7 ist nur das untere Stück der Federstrahlen abgebildet.

Vögel und Weibchen, mindestens an der Unterseite, grüngelb oder gelb, das der alten Männchen dagegen roth[1]).

Mit dieser Erscheinung stehen die häufigen Fälle in Uebereinstimmung, in welchen einem gelben Farbenfeld ein rother Fleck aufgesetzt ist, und diejenigen, in welchen speciell der Vorderkopf und Scheitel die rothe Farbe auf sich concentrirt. Zahlreiche Spechte, Papageien, Finken, Webervögel und Fruchttauben[2]) zeigen thatsächlich, dass das Orangeroth, Feuerroth und Hochroth mit Vorliebe an den Kopffedern auftreten. Es sei hier auch an die rothen Schnäbel vieler Papageien, an die „Rose" der Waldhühner, an die Stirnplatten der Wasserhühner (*Gallinula*) und Purpurhühner (*Porphyrio*) erinnert.

Damit ist zunächst ein Fingerzeig gewonnen, welcher auf die die Farbenvertheilung beherrschenden Regeln hinweist: der Kopf ist, wie bekannt, ein bevorzugter Träger der als Arterkennungsmerkmale und sexuelle Anlockungmittel dienenden Abzeichen, mögen dies nun besondere Zeichnungen, Federnhollen, Kämme oder erectile Anhänge sein. Wenn wir nun finden, dass auch die rothe Färbung mit besonderer Vorliebe auf dem Kopf auftritt, so muss dieselbe zweifellos gegenüber dem Grün oder Gelb eine Schmuckfarbe höherer Art darstellen, und wir dürfen daraus weiterhin ableiten, dass das Roth, welches nach dem Obigen schon in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht gegenüber dem Grün und Gelb eine spätere und höhere Stufe darstellt, auch für das Auge des Vogels sinnenfälliger und eindrucksvoller sein muss als die genannten Farben.

Entwicklung der Blaufärbung. Die blaue Farbe hat, wie eine Uebersicht der in Betracht kommenden tropischen Vogelfamilien lehrt, entsprechend den histologischen Bedingungen für ihr Zustandekommen, einen doppelten Ausgangspunkt genommen.

Bei einer Reihe von tropischen Vögeln scheint sich die blaue Farbe auf rein melanotischem Boden, ohne gleichzeitige Anwesenheit gelber oder rother Lipochrome entwickelt zu haben. Bei andern wird die blaue Farbe durch die grüne Färbung vorbereitet, in so fern als bei dieser bereits eine Differenzirung der Kästchenzellen und

1) Beispiele: *Loxia* (*Fring.*), *Anaplectes melanotis* Lafr. (*Ploc.*), *Pyranga ludoviciana* Wils. (*Tan.*), *Pericrocotus miniatus* Temm. (*Camp.*).

2) Beispiele: *Gecinus* (*Pic.*), *Geoffroyus rhodops* Salv., *Conuropsis carolinensis* Briss. (*Psitt.*), *Carduelis elegans* Steph. (*Fring.*), *Amblynura cyanovirens* Peale (*Ploc.*), *Ptilopus jambu* Gm. (*Col.*).

eine Concentrirung des braunen Pigments auf die Unterseite der Federn eingeleitet wird. Die reine blaue Farbe kommt in diesen Fällen durch Weiterbildung der Kästchenstructur und durch Unterdrückung des gelben Lipochroms zum Vorschein.

Zu den „melanocyanen" Vögeln dürften die Gattungen *Malurus*, *Irena*, *Eupetes* sowie die Corviden und Halcyones zu rechnen sein, zu den „chlorocyanen" die Tanagriden, Pycnonotiden (*Chloropsis*), Coerebiden und Psittaci. Dazu würden noch Fälle kommen, in denen vermuthlich beim Uebergang einer Vogelart aus der tropischen in die gemässigten Zonen die chlorocyane Färbung in Folge nachträglicher Unterdrückung des gelben Lipochroms zu einer secundär melanocyanen geworden ist (manche Ploceiden und Turdiden).

Die Möglichkeit der Entstehung der blauen Farbe auf rein melanotischer Grundlage bedarf keiner weitern Auseinandersetzung. Was dagegen die zweite Entstehungsart der blauen Farbe anbelangt, so müsste zu erweisen sein, dass die blaue Farbe wirklich aus der Grünfärbung durch Zurücktreten des gelben Pigments entstanden ist und nicht umgekehrt die Grünfärbung als eine höhere Stufe der blauen Farbe zu betrachten ist.

Dass es sich thatsächlich um eine weitere Entwicklung vom Grün zum Blau zu handeln pflegt, dafür spricht wieder entschieden das ontogenetische Verhalten zahlreicher Vögel. Bei vielen Papageien, Bienenfressern (*Merops*) sowie namentlich bei den Coerebiden zeigen die jungen Vögel und die Weibchen eine vorwiegend grüne Färbung, während die erwachsenen Männchen ausgedehnte blaue Farbenfelder aufweisen.

Welches sind nun die vom Blau bevorzugten Körperstellen?

Es ist hier zunächst auf die auffällige Thatsache hinzuweisen, dass bei zahlreichen grünen Vögeln die blaue Farbe zunächst an den Schwingen und Schwanzfedern hervortritt. Viele Papageien aus den Gattungen *Conurus*, *Euphema*, *Platycercus*, *Aprosmictus*, *Eclectus*, *Pionias*, *Chrysotis*, *Psittacula*, *Trichoglossus* u. a. zeigen dieses Verhalten. Es liessen sich diesen Beispielen noch zahlreiche andere aus den Abtheilungen der Halcyones, der Pycnonotiden, Corviden und Pittiden anreihen.

Man wird sich fragen dürfen, ob dieses localisirte Auftreten der blauen Farbe am Flugapparat nicht im Zusammenhang steht mit dem Bestreben, den Federästen und damit den Federn selbst ein höheres Maass von Biegungsfestigkeit zu verleihen. Wenn wir den Querschnitt eines Federastes von der Schwanzfeder eines Papageien (Fig. 4) be-

trachten, so fällt uns seine Aehnlichkeit mit einem I-Träger auf: die obere Gürtung wird durch die mit Wandverdickungen versehenen Kästchenzellen, die untere durch die verdickte (gelb gefärbte) Rindenpartie, die Füllung dagegen durch die Masse der Markzellen gebildet. Der Bauplan der Feder entspricht also vollkommen demjenigen zahlreicher, auf Biegungsfestigkeit beanspruchter pflanzlicher Organe [1]), und man wird daher in der That die Frage erheben dürfen, ob die zur blauen Farbe führende Wandverdickung der Markzellen der Schwingen und Schwanzfedern nicht ursprünglich eine rein mechanische Bedeutung gehabt haben mag.

Wie dem auch sei, jedenfalls fällt aber dem Blau der Schwingen und Schwanzfedern gleichzeitig auch die Bedeutung einer exquisiten Schmuckfarbe zu, ebenso wie dies für die verschiedenartigen Farbenfelder und Farbenbänder gilt, die bei so zahlreichen Vögeln bei der Entfaltung der Flügel und der Ausbreitung der Schwanzfächers zur Darstellung kommen. Zu erwähnen ist im Anschluss daran, dass bei zahlreichen grünen Papageien das Blau (ebenso wie zuweilen das Roth) auch als Sonderfärbung des Unterrückens und Bürzels auftritt, also an einer Körperstelle, welche bei den Männchen unser einheimischen Fringilliden und anderer Vögel gleichfalls eine besonders lebhafte, namentlich bei den Balzbewegungen zum Vorschein kommende Färbung aufweist [2]).

Ausser den erwähnten Prädilectionsstellen finden wir das Blau auch wieder, ähnlich wie das Roth, mit besonderer Vorliebe als Kopfschmuck verwendet. Ein geradezu typisches Beispiel für die Vertheilung der blauen Farbe bildet unter den Papageien z. B. *Neophemia pulchella* Shaw, von welcher das erwachsene Männchen an der Oberseite grün, an der Unterseite gelb und am Vorderkopf und an den Flügeln blau gefärbt ist. Bei verschiedenen andern Arten combinirt sich dann an den betreffenden Stellen das Blau mit dem als Schmuckfarbe gleichwerthigen Roth. So ist bei dem grünen *Prioniturus flavicans* Cass. die Scheitelplatte roth mit blauem Saum, bei dem gleichfalls grünen *Geoffroyus rhodops* Salv. sind Wangen und Kehle roth, Ober- und Hinterkopf blauviolett.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass, ebenso wie das Roth auf der einen, auch das Blau auf der andern Seite nicht nur morpho-

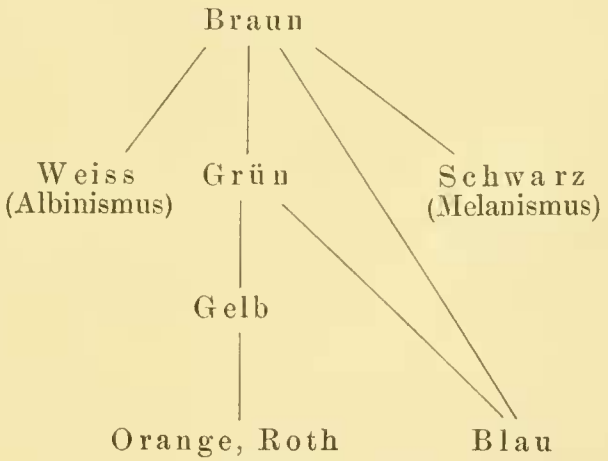
1) Vgl. G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Leipzig 1896, p. 147.

2) Vgl. V. Häcker, Der Gesang der Vögel, Jena 1900, p. 76.

logisch und entwicklungsgeschichtlich betrachtet, einen Fortschritt gegenüber dem Grün und Gelb bildet, sondern dass es augenscheinlich auch die wirksamere, das Auge vieler Vögel in höherm Maasse reizende Schmuckfarbe darstellt. Wir finden im Vogelgefieder stets nur rothe und blaue Farbenflecke auf grünem Untergrunde aufgesetzt und niemals das umgekehrte Verhältniss. Der höhern morphologischen oder physiologischen Entwicklungsstufe der Farbe entspricht auch ein höherer Rang als Schmuckfarbe, oder wir können auch sagen, die modernere, neuer erworbene Farbe steht zur ältern im Verhältniss vom Abzeichen zur Grundfärbung.

Es würde von Interesse sein, zu untersuchen, wie weit dieses Verhältniss auch für andere Thiere, vor Allem für die Schmetterlinge gilt. Dass wenigstens bei den nächsten Verwandten der Vögel, bei den Reptilien, ähnliche Erscheinungen auftreten können, das lehrt uns das Beispiel der grünen Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*), deren Männchen mit blauem Kopfschmuck versehen ist.

Es soll zum Schluss die vermuthliche Entwicklung der Schmuckfärbung des Vogelgefieders und ihr parallel laufend die Entwicklung des Farbensinnes der Vögel durch eine übersichtliche Zusammenstellung veranschaulicht werden:



In dieser Zusammenstellung haben die metallischen Farben zunächst noch keinen Platz gefunden. Es bleibt als eine besondere Aufgabe übrig, die Entstehung der metallischen Farben und ihre Beziehungen zu den Pigmentfarben und zum Blau einer genauern Untersuchung zu unterziehen.

Stuttgart und Freiburg i. Br., Juni 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14.

Fig. 1. Federast von *Malurus cyaneus* Vieill. in durchgehendem Licht. Rechts ist die Rindenschicht verletzt: der Canadabalsam ist im Begriff, die Luft aus den Kästchen zu verdrängen und dieselben farblos zu machen.

Fig. 2. Rand eines Federastes von *Cotinga coerulea* Vieill. in durchgehendem Licht. Die Kästchen *a—d* zeigen die allmähliche Verdrängung der Luft durch Canadabalsam.

Fig. 3. Schnitt durch einen Federast von *Cotinga* in durchgehendem Licht. Links ist der Process der Luftverdrängung in seinen verschiedenen Phasen im hart gewordenen Canadabalsam zur Fixirung gebracht.

Fig. 4. Querschnitt durch den Federast einer Schwanzfeder eines Papageien, *Sittace macao* L. Der Federast zeigt den Bau eines I-Trägers: die obere Gürtung wird durch die Kästchenschicht, die untere durch die verdickte (gelb gefärbte) Rindenschicht der Unterseite, die Füllung durch die Markzellen gebildet.

Fig. 5. Stück eines Federastes von *Sittace macao* L. in einem mit dem Querschnitt Fig. 4 correspondirenden Flächenbild. Rechts oben ist die Verdrängung der Luft durch Alkohol dargestellt.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Federast von *Malurus* mit zweiseitiger Entwicklung der Kästchenschicht.

Fig 7. Stück eines Federastes von den grünen Rückenfedern der Blaumeise (*Parus coeruleus* L.). Von den Federstrahlen sind nur die basalen Stücke abgebildet.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Federast der Kronentaube (*Goura coronata* Flem.). Links sind einige Federstrahlen mit ihren Kästchenpaaren getroffen.

Fig. 9. Federstrahlen von *Goura* mit zweireihig angeordneten, von dunklem Pigment unterlagerten Kästchenzellen, links in halber Flächenansicht, rechts in Kantenansicht.

Fig. 10. Federstrahlen einer Fruchttaube, *Cyanotreron monachus* Reinw. Dieselben erscheinen sowohl im durchgehenden als im reflectirten Licht blau.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2267